

Relations pondérales encéphalo-somatiques interspécifiques chez les Amphibiens Anoures

par Roland BAUCHOT, Michel THIREAU et Monique DIAGNE

Résumé. — 72 espèces d'Anoures, représentées par 695 individus, ont servi à l'étude de la relation pondérale encéphalosomatique. Les Anoures appartiennent au groupe de Vertébrés le moins encéphalisé. Deux faits sont avancés pour interpréter la valeur de leur allométrie interspécifique, qui est inférieure à la valeur théorique 2/3 : les Anoures les plus encéphalisés ont en général les tailles somatiques les plus faibles ; la variabilité totale de l'ordre des Anoures semble être de même amplitude que celle d'une famille chez la plupart des autres Vertébrés. De plus, la variabilité intraspécifique de l'encéphalisation est élevée, ce qui limite le crédit des argumentations d'ordre taxinomique ou écologique que l'on peut avancer pour interpréter les divers niveaux d'encéphalisation. Le seul facteur qui semble expliquer les variations de l'encéphalisation est la locomotion. Nous avons pu répartir (parfois avec quelque difficulté) les genres ou les espèces étudiés en animaux aquatiques (deux lots), terrestres, fossisseurs et arboricoles. Les animaux des familles réputées primitives sont peu encéphalisés ; terrestres et fossisseurs forment l'essentiel du polygone de dispersion des Anoures. Les indices encéphaliques les plus élevés sont atteints soit par des aquatiques évolués (Ranidés, Leptodactylidés), soit surtout par des espèces arboricoles (Hylidés essentiellement).

Abstract. — 72 species of Anura, represented by 695 individuals, have been studied for brain-body weight relationships. The Anura belong to the least encephalized vertebrate group. Two facts are put forward to interpret the value of their interspecific allometry which is less than the theoretical 2/3 value : the most encephalized Anura generally have the weakest somatic sizes, and the total variability in the order Anura seems to be the same amplitude as that found in most vertebrate families. Furthermore, the intraspecific encephalization variability is high, which limits the taxonomic or ecological arguments for explaining the various encephalization levels. The only factor that seems to explain encephalization variability is locomotion. We have been able to distribute (sometimes with difficulty) the genera or species studied in aquatic (two groups), terrestrial, fossorial and arboreal animals. The aquatic genera and species that belong to primitive families are not very encephalized, while the terrestrials and fossorials represent the essential part of the dispersal polygon in the Anura. The highest encephalization indices occur either in evolved aquatics (Ranidae and Leptodactylidae) or especially in arboreal species (essentially Hylidae).

R. BAUCHOT et M. DIAGNE, *Laboratoire d'Anatomie comparée, Université PARIS VII, 2, place Jussieu, 75251 Paris cedex 05.*

M. THIREAU, *Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), Muséum national d'Histoire naturelle, 25, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05.*

Cette étude des relations pondérales encéphalosomatiques interspécifiques chez les Amphibiens Anoures fait suite à celle qui a été réalisée, par les mêmes auteurs et sur le même groupe systématique, sur l'allométrie de croissance encéphalique (DIAGNE, THIREAU et

BAUCHOT, 1981). Elle a pour but de situer les Anoures par rapport aux autres groupes de Vertébrés, puis de chercher à différencier, parmi les Anoures, les ensembles qui se caractérisent par des indices d'encéphalisation particuliers. Elle porte sur 695 individus, appartenant aux 3 sous-ordres d'Anoures, aux 6 super-familles, à 15 familles sur 22, enfin à 33 genres et 72 espèces dont la place dans la classification est telle qu'on peut au moins espérer en tirer des résultats généralisables à l'ensemble de l'ordre des Anoures.

MATÉRIEL ET MÉTHODE D'ÉTUDE

Les Anoures étudiés proviennent de sources variées : animaux récoltés dans la nature, en France ou à l'étranger à l'occasion de missions scientifiques ; animaux reçus vivants de pays lointains grâce à l'obligeance de collègues étrangers, ou rarement enfin animaux achetés chez des marchands d'animaux de terrarium. Les animaux ont été endormis puis pesés et mesurés avant prélèvement de l'encéphale qui a été pesé à son tour avec une balance de précision. Nous remercions toutes les personnes qui nous ont aidés dans la récolte des animaux ou la préparation des encéphales, et notamment MM. CLAIRBAULT, PLATEL, RIDET, THOMSON et TOLLU.

Le tableau I fournit, pour les 72 espèces, les données numériques et les indices d'encéphalisation, en suivant la classification des Anoures telle qu'elle a été récemment fixée par LAURENT (1980 et MS sous presse). La corrélation pondérale encéphalo-somatique est étudiée en doubles coordonnées logarithmiques, avec 3 décimales, et fournit les résultats suivants (X étant le logarithme du poids somatique et Y celui du poids encéphalique) :

$$\text{(régression linéaire)} \quad : Y = 0,504 X + 0,699$$

$$\text{(régression quadratique)} : Y = - 0,005 X^2 + 0,506 X + 0,717.$$

Comme chez la plupart des groupes de Vertébrés étudiés jusqu'ici, les espèces de grande taille d'un genre donné ont tendance à fournir un indice d'encéphalisation plus faible que celui des espèces plus petites. C'est pourquoi nous avons donné la préférence à la régression quadratique qui minimise cette diminution pour les fortes tailles et donne pour les diverses espèces d'un même genre des indices moins dispersés.

Ces indices d'encéphalisation ont été calculés de telle sorte que le centre de gravité des 72 points représentant les espèces soit affecté de l'indice de référence 100. Les 72 indices du tableau I fournissent ainsi une moyenne $\bar{i} = 99,96 \pm 20,66$. Nous dégageons ainsi un premier caractère propre aux Amphibiens Anoures : la faible variabilité des indices d'encéphalisation, qui se situent pour la plupart entre 79 et 121.

TABLEAU I. — Données quantitatives brutes et indices d'encéphalisation des Anoures étudiés.

Les colonnes fournissent successivement : le nombre d'exemplaires étudiés, le poids somatique moyen (en g), le poids encéphalique moyen (en mg) et l'indice d'encéphalisation calculé à partir de la régression quadratique. Pour chaque genre représenté par plusieurs espèces, l'indice quadratique moyen est donné entre parenthèses avec son écart-type.

Sous-ordre I : Archaeobatrachia

Superfamille 1 : Discoglossoidea

01. Famille des DISCOGLOSSIDAE

01. Genre Alytes ($i = 89,5 \pm 3,5$)				
01. <i>A. cisternasii</i>	1	5,50	33,8	87
02. <i>A. obstetricans</i>	3	6,90	40,9	92
02. Genre Bombina ($i = 79,5 \pm 2,1$)				
03. <i>B. orientalis</i>	1	6,00	33,2	81
04. <i>B. variegata</i>	5	6,80	33,9	78
03. Genre Discoglossus				
05. <i>D. pictus</i>	31	22,10	66,6	86
Sous-ordre II : Mesobatrachia				
Superfamille 2 : Pipoidea				
02. Famille des PIPIDAE				
04. Genre Xenopus				
06. <i>X. laevis</i>	1	38,90	71,0	70
Superfamille 3 : Pelobatoidea				
03. Famille des PELOBATIDAE				
05. Genre Pelobates ($i = 108,0 \pm 9,9$)				
07. <i>P. cultripes</i>	1	25,69	80,9	101
08. <i>P. syriacus</i>	30	28,77	103,3	115
04. Famille des PELODYTIDAE				
06. Genre Pelodytes				
09. <i>P. punctatus</i>	1	15,50	45,0	69
Sous-ordre III : Neobatrachia				
Superfamille 4 : Bufonoidea				
05. Famille des MYOBATRACHIDAE				
Sous-famille des Limnodynastinae				
07. Genre Adelotus				
10. <i>A. brevis</i>	2	4,73	22,4	61
08. Genre Mixophyes				
11. <i>M. fasciolatus</i>	2	51,24	110,8	96
Sous-famille des Myobatrachinae				
09. Genre Uperoleia				
12. <i>U. marmorata</i>	2	1,05	11,6	67
06. Famille des LEPTODACTYLIDAE				
10. Genre Leptodactylus ($i = 110,0 \pm 8,5$)				
13. <i>L. ocellatus</i>	1	20,61	80,8	109
14. <i>L. pentadactylus</i>	2	195,00	266,7	119
15. <i>L. wagneri</i>	1	5,25	38,2	102
07. Famille des PHYLLOBATIDAE				
11. Genre Dendrobates ($i = 99,0 \pm 7,0$)				
16. <i>D. histrionicus</i>	2	2,22	27,7	107
17. <i>D. pumilio</i>	2	0,52	11,5	96
18. <i>D. speciosus</i>	2	0,94	15,2	94

12. Genre Phyllobates				
19. <i>P. lugubris</i>	1	1,29	20,9	109
08. Famille des BUFONIDAE				
13. Genre Atelopus (i = 75,3 ± 8,1)				
20. <i>A. chiriquiensis</i>	1	2,01	20,8	84
21. <i>A. flavescens</i>	4	2,00	17,8	74
22. <i>A. varius</i>	1	3,29	19,9	68
14. Genre Bufo (i = 86,8 ± 4,9)				
23. <i>B. bufo</i>	100	128,20	154,6	87
24. <i>B. calamita</i>	1	28,59	74,3	86
25. <i>B. « marinus »</i>	14	355,00	243,3	86
26. <i>B. « regularis »</i> Afrique	31	100,00	149,5	89
27. <i>B. « regularis »</i> Réunion	29	27,45	85,3	90
28. <i>B. spinulosus</i>	1	223,00	132,0	79
29. <i>B. « typhonius »</i>	3	11,22	36,3	81
30. <i>B. viridis arabicus</i>	28	48,75	140,1	96
31. <i>B. woodhousei</i>	3	28,10	74,2	87
15. Genre Nectophrynoïdes				
32. <i>N. occidentalis</i>	80	0,75	11,2	76
09. Famille des PSEUDIDAE				
16. Genre Pseudis				
33. <i>P. paradoxus</i>	1	24,10	73,8	92
10. Famille des HYLIDAE				
Sous-famille des Phyllomedusinae				
17. Genre Agalychnis (i = 158,5 ± 0,7)				
34. <i>A. annae</i>	1	6,04	65,0	158
35. <i>A. callidryas</i>	2	5,35	61,4	159
18. Genre Phyllomeduda (i = 100,0 ± 2,8)				
36. <i>P. bicolor</i>	2	1,32	20,1	102
37. <i>P. sauvagii</i>	1	12,40	56,3	98
Sous-famille des Hylinae				
19. Genre Hyla (i = 113,8 ± 4,5)				
38. <i>H. arborea</i>	31	8,28	47,0	110
39. <i>H. cinerea</i>	1	6,27	43,7	111
40. <i>H. lineomaculata</i>	2	1,82	29,2	117
41. <i>H. meridionalis</i>	1	6,21	39,2	109
42. <i>H. pseudopuma</i>	1	1,80	30,5	119
43. <i>H. raniceps</i>	1	14,28	75,2	115
44. <i>H. rubra</i>	2	6,00	38,8	109
45. <i>H. arborea savignyi</i>	30	8,92	54,8	113
46. <i>H. uranochroa</i>	1	0,90	22,9	121
20. Genre Phrynohyas				
47. <i>P. venulosa</i>	1	35,93	113,2	116
21. Genre Smilisca (i = 123,0 ± 5,7)				
48. <i>S. phaeota</i>	1	2,84	36,2	127
49. <i>S. sordida</i>	1	4,00	39,5	119

11. Famille des CENTROLENIDAE

22. Genre **Centrolenella**

50. <i>C. fleischmanni</i>	1	0,78	21,3	142
----------------------------	---	------	------	-----

12. Famille des PELODRYADIDAE

23. Genre **Litoria** ($i = 122,0 \pm 15,0$)

51. <i>L. bicolor</i>	2	0,97	22,4	130
52. <i>L. caerulea</i>	2	112,90	153,5	101
53. <i>L. lesueurii</i>	2	1,78	27,4	122
54. <i>L. peronii</i>	2	9,63	72,7	135

Superfamille 5 : Microhyloidea

13. Famille des MICROHYLLIDAE

Sous-famille des Scaphiophryinae

24. Genre **Pseudohemisus**

55. <i>P. pustulosus</i>	8	20,52	53,3	73
--------------------------	---	-------	------	----

Sous-famille des Brevicipitinae

25. Genre **Breviceps**

56. <i>B. gibbosus</i>	2	6,01	42,7	104
------------------------	---	------	------	-----

Sous-famille des Phrynomerinae

26. Genre **Phrynomerus**

57. <i>P. bifasciatus</i>	2	4,57	29,0	81
---------------------------	---	------	------	----

Superfamille 6 : Ranoidea

14. Famille des HYPEROLIIDAE

Sous-famille des Arthroleptinae

27. Genre **Arthroleptis**

58. <i>A. nimbaensis</i>	58	1,50	17,3	83
--------------------------	----	------	------	----

Sous-famille des Hyperoliinae

28. Genre **Afrivalus** ($i = 89,0 \pm 5,7$)

59. <i>A. dorsalis</i>	1	1,13	14,9	85
60. <i>A. fulvovittatus</i>	1	1,06	16,6	93

29. Genre **Hyperolius**

61. <i>H. concolor</i>	1	1,17	14,9	81
------------------------	---	------	------	----

30. Genre **Kassina** ($i = 91,5 \pm 7,8$)

62. <i>K. senegalensis</i>	1	3,95	28,0	86
63. <i>K. wealii</i>	1	1,01	16,8	97

15. Famille des RANIDAE

Sous-famille des Raninae

31. Genre **Rana** ($i = 113,3 \pm 5,5$)

64. <i>R. catesbeiana</i>	1	199,70	289,0	119
65. <i>R. « esculenta »</i>	89	133,10	207,4	114
66. <i>R. mascareniensis</i>	2	7,25	40,0	105
67. <i>R. palmipes</i>	3	68,40	173,6	119
68. <i>R. pipiens</i>	3	200,00	235,4	111
69. <i>R. ridibunda</i>	20	31,70	114,4	117
70. <i>R. temporaria</i>	3	52,20	112,2	108

Sous-famille des Phrynobatrachinae

32. Genre **Phrynobatrachus**

71. *P. calcaratus* 21 1,21 12,4 66

Sous-famille des Rhacophorinae

33. Genre **Chiromantis**

72. *C. xerampelina* 2 18,08 75,8 108

PLACE DES ANOURES CHEZ LES VERTÉBRÉS

La figure 1 fournit, en doubles coordonnées logarithmiques, la représentation de l'ensemble des classes de Vertébrés. On a figuré en fait les polygones de dispersion des unités systématiques suivantes : poissons Ostéichthyens, poissons Chondrichthyens, Reptiles, Oiseaux et Mammifères (voir par ex. BAUCHOT, RIDET et BAUCHOT, 1979). Les Amphibiens sont représentés par le polygone de dispersion des Anoures, celui des Urodèles, alors que les Cécilies ne sont représentées que par une seule espèce.

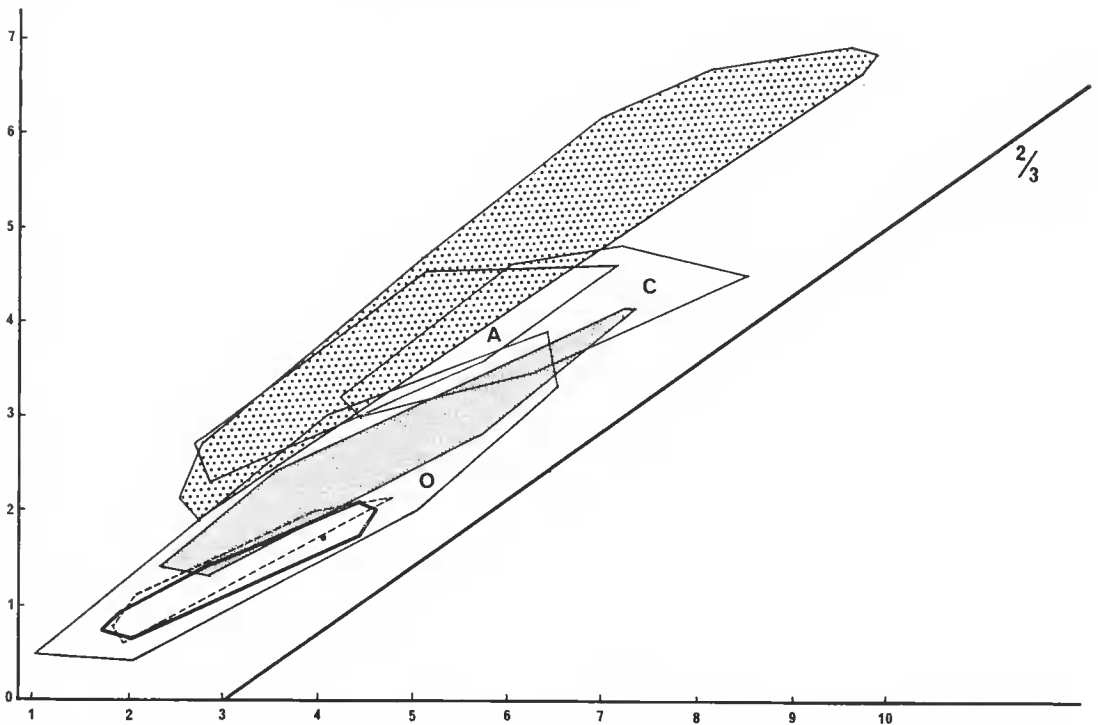


FIG. 1. — Représentation en doubles coordonnées logarithmiques des polygones de dispersion de la relation encéphalo-somatique des Anoures (trait épais), des Urodèles (tireté), des Ostéichthyens (trait mince, surface O), des Reptiles (grisé dense), des Chondrichthyens (trait mince, surface C), des Oiseaux (trait mince, surface A), des Mammifères (grisé peu dense). Les Amphibiens Apodes sont figurés par un point. La droite de pente $2/3$ représente l'allométrie théorique de la relation encéphalo-somatique.

On peut constater d'une part que les Amphibiens sont des animaux de taille petite à moyenne (nous n'avons pas eu de grenouille goliath ni de salamandre géante, mais même dans ce cas l'affirmation resterait valable) et que leur variabilité est faible, d'autre part qu'ils sont très proches des espèces de Vertébrés les moins encéphalisés (Téléostéens). Les Anoures sont plutôt un peu moins encéphalisés que les Urodèles, notamment chez les espèces de grande taille, ce qui pourrait traduire une sous-encéphalisation encore plus nette si l'on songe que les Urodèles ont une queue qui peut diminuer d'autant leur indice d'encéphalisation.

La figure 1 fournit d'autres sujets de remarques. Si l'on compare en effet la pente générale des Anoures à celle des autres classes ou à la pente théorique $2/3$ qui a été figurée, on constate que les Anoures fournissent, Sélaciens mis à part, la pente la plus faible.

La valeur $2/3$ a des justifications à la fois théoriques et pratiques. Si l'on admet, comme l'avait proposé le premier A. BRANDT en 1867, que le volume encéphalique est proportionnel à la surface corporelle, parce que cette dernière renferme une partie importante de l'innervation, le coefficient d'allométrie ne peut être que $2/3$. En fait, l'étude de groupes systématiques divers montre que les coefficients d'allométrie calculés à partir des données brutes sont très proches de cette valeur (et notamment dans l'ensemble des Mammifères). Il reste donc à chercher pourquoi les Anoures ne satisfont pas à cette règle, leur coefficient d'allométrie étant plutôt voisin de $1/2$. On peut proposer deux explications de ce fait :

1. Nous avons vu que le taux d'allométrie de croissance des Anoures se situe aux environs de 0,458 (DIAGNE, THIREAU et BAUCHOT, 1981). Or une évolution des Anoures par perte de taille, c'est-à-dire suivant des pentes proches de $1/2$, est susceptible de faire basculer la droite de régression générale de l'ordre vers ces mêmes valeurs proches de $1/2$. Nous constatons en effet que, parmi les espèces les plus encéphalisées, se trouvent celles qui ont les tailles somatiques les plus faibles, et notamment les Hylidés. Cette explication par « miniaturisation », déjà avancée pour expliquer un indice d'encéphalisation très élevé chez le talapoin, comparé aux autres cœlopothèques (BAUCHOT et STEPHAN, 1969), est donc possible.

2. Nous avons déjà mis en relief la grande homogénéité des Anoures quand on les compare aux autres groupes de Vertébrés. Entre l'espèce la moins encéphalisée, *Adelotus brevis* ($i = 61$), et l'espèce la plus encéphalisée, *Agalychnis callidryas* ($i = 159$), l'indice d'encéphalisation ne varie même pas du simple au triple, amplitude de variation qu'on observe, chez les Téléostéens par exemple, dans une même famille. Le mode conservateur des Anoures dans leur morphologie générale, leur locomotion, leur alimentation à l'état adulte, concourt évidemment à limiter les causes de variabilité des centres encéphaliques : la variabilité totale de l'ordre des Anoures semble être de même amplitude que celle d'une famille chez les autres Vertébrés. Or une étude réalisée chez les Téléostéens (RIDET, BAUCHOT, DIAGNE et PLATEL, 1977) avait fourni les divers coefficients d'allométrie suivants : intraspécifique : 0,477 ; intragénérique : 0,485 ; intrafamilial : 0,511 ; intraordinal : 0,584 ; enfin, pour l'ensemble du super-ordre des Téléostéens : 0,663. On retrouve là encore ce fait que le coefficient d'allométrie de l'ordre des Anoures (0,504) est voisin de la moyenne intrafamiliale des Téléostéens (0,511). L'examen de la figure 6, dans laquelle on a tracé les polygones de dispersion de diverses familles d'Anoures, montre bien que, Myobatrachidés et Ranidés exceptés, l'allométrie intrafamiliale ne diffère pas significativement

de celle de l'ensemble des Anoures. Un calcul analogue à celui qui avait été effectué chez les Téléostéens montre d'ailleurs les mêmes tendances, bien que les échantillons étudiés soient bien plus faibles. L'allométrie intraspécifique est donc, chez les Anoures, de 0,458, l'allométrie intragénérique (calculée à partir des sept genres les plus riches en espèces dans notre étude : *Leptodactylus*, *Dendrobates*, *Atelopus*, *Bufo*, *Hyla*, *Litoria* et *Rana*) est de 0,471, et l'allométrie intrafamiliale (calculée à partir des dix familles des Discoglossidés, Myobatrachidés, Leptodactylidés, Phyllobatidés, Bufonidés, Hyliidés, Pélodryadidés, Microhylidés, Hypéroliidés et Ranidés) est de 0,510, valeur pratiquement identique à celle de l'ordre tout entier (0,504).

Les deux explications ci-dessus ne sont d'ailleurs pas contradictoires et il se peut qu'elles ajoutent leurs effets et rendent ainsi compte à la fois de la faible variabilité d'encéphalisation des Anoures et de la faible importance de l'évolution suprafamiliale.

L'ENCÉPHALISATION DES ANOURES

La figure 2 fournit, en doubles coordonnées logarithmiques, la position des diverses espèces étudiées en fonction de leur appartenance familiale. On constate une certaine stratification des espèces en fonction de leur position systématique, mais cette stratification

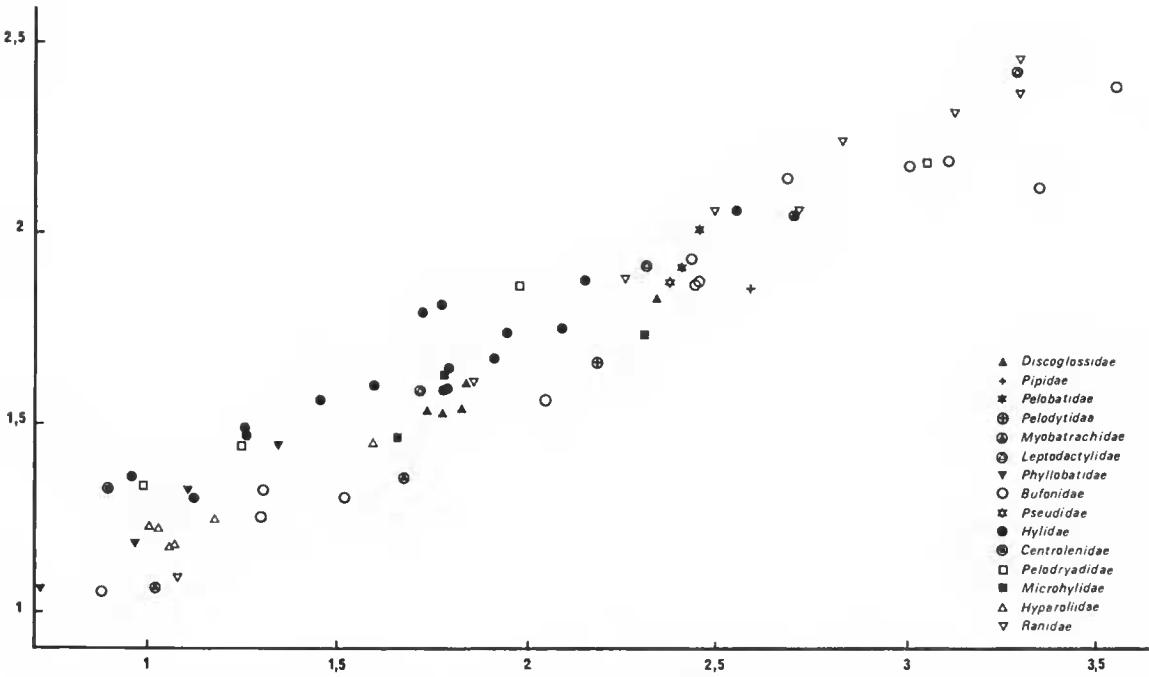


FIG. 2. — Représentation en doubles coordonnées logarithmiques de la relation encéphalo-somatique des 72 espèces étudiées selon leur appartenance familiale.

apparaît davantage sur la simple prise en considération des indices d'encéphalisation. Il est tout d'abord important de chercher si cette hiérarchie des Anoures, telle que la fournissent les indices d'encéphalisation, correspond bien à la classification moderne de ces animaux (LAURENT, 1980 et MS sous presse). Pour cela, nous avons dressé les figures 3 et 4 qui fournissent, pour les super-familles puis pour les familles, la valeur moyenne et l'écart-type des indices d'encéphalisation. L'examen de la figure 3 montre que le sous-ordre le plus primitif (Archaeobatrachia), représenté par la super-famille des Discoglossoides, vient en second, avec un indice moyen de $84,8 \pm 5,5$. Le sous-ordre intermédiaire (Mesobatrachia), représenté par les deux super-familles des Pipoidea et des Pelobatoidea, se classe en position inférieure avec les Pipoidea (70) et intermédiaire avec les Pelobatoidea ($88,5 \pm 27,6$). Enfin, le sous-ordre le plus évolué (Neobatrachia), qui regroupe toutes les autres super-familles, est représentée par les Microhyloidea ($86,0 \pm 16,1$), les Ranoidea ($97,5 \pm 14,1$) et enfin par les Bufonoidea ($105,6 \pm 22,2$). On observe donc une certaine disparité entre la classification et la hiérarchie fournie par les indices d'encéphalisation ; elle peut être due en partie au fait que certains groupes sont peu représentés, mais aussi sans doute à la faible variabilité des Anoures et enfin au fait, vérifié chez d'autres groupes de Vertébrés, que les adaptations biologiques peuvent avoir une influence considérable sur l'organisation encéphalique.

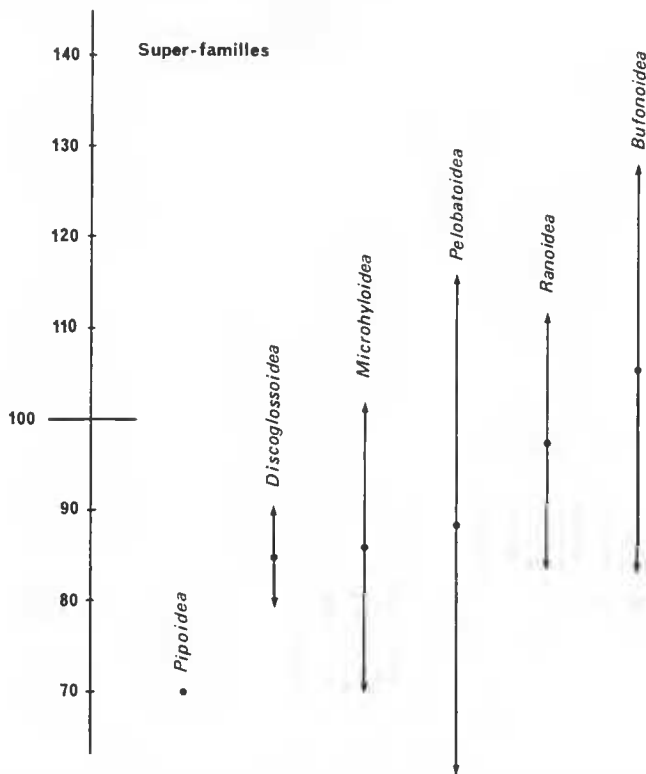


FIG. 3. — Représentation ordonnée des indices d'encéphalisation moyens, avec leur écart-type, des six superfamilles d'Anoures.

En ce qui concerne les familles, la disparité entre la classification du tableau I (rang donné entre parenthèses) et celle que fournissent les indices encéphaliques n'est pas moindre, comme le montre le tableau ci-dessous :

1 : Pelodytidae (4) : 69. 2 : Pipidae (2) : 70. 3 : Myobatrachidae (5) : $74,7 \pm 18,7$. 4 : Bufonidae (8) : $79,4 \pm 6,5$. 5 : Discoglossidae (1) : $85,0 \pm 5,1$. 6 : Microhylidae (13) : $86,0 \pm 16,1$. 7 : Hyperoliidae (14) : $86,1 \pm 4,9$. 8 : Pseudidae (9) : 92. 9 : Ranidae (15) : $95,8 \pm 25,9$. 10 : Phyllobatidae (7) : $104,0 \pm 7,0$. 11 : Pelobatidae (3) : $108,0 \pm 9,9$. 12 : Leptodactylidae (6) : $110,0 \pm 8,5$. 13 : Pelodyridae (12) : $122,0 \pm 15,0$. 14 : Hylidae (10) : $122,3 \pm 21,9$. 15 : Centrolenidae (11) : 142.

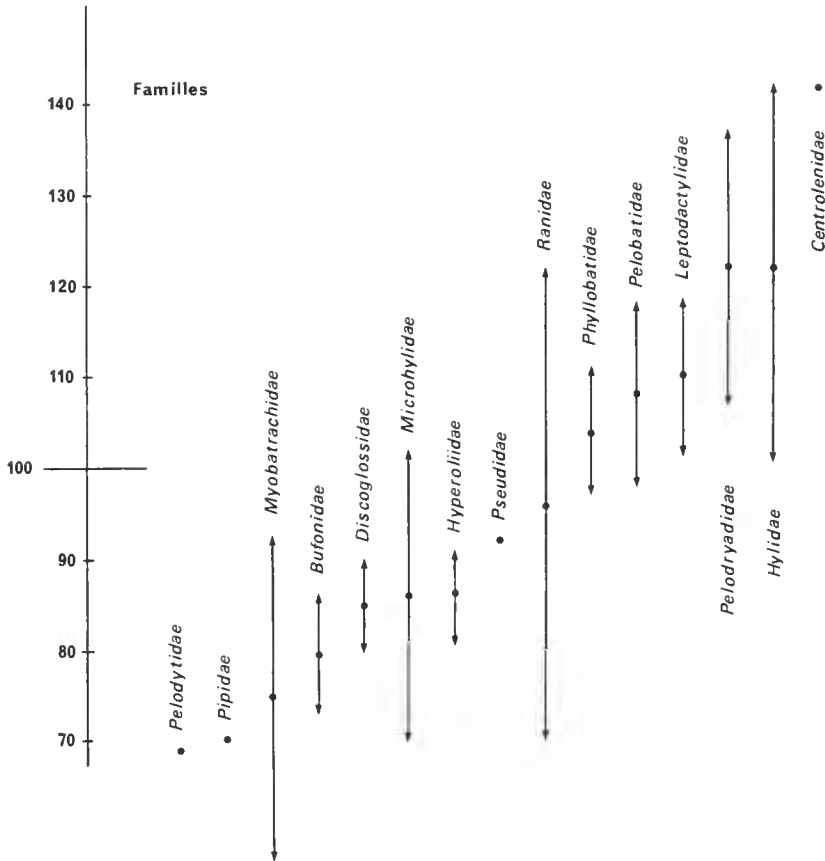


FIG. 4. — Représentation ordonnée des indices d'encéphalisation moyens, avec leur écart-type, de 15 familles d'Anoures.

Variabilités intra- et interspécifique

Avant d'analyser les indices d'encéphalisation au niveau générique (fig. 5), il est nécessaire de comparer la variabilité des indices au sein des espèces à celle qui sépare les espèces du même genre, pour savoir à partir de quelle variation une différence interspécifique

pourra être tenue pour significative. Nous avons retenu, pour l'estimation interspécifique du genre, les trois genres *Bufo*, *Hyla* et *Rana*. Le tableau 1 permet de calculer l'écart-type % des indices, qui est respectivement de 5,65 (*Bufo*), 4,85 (*Rana*) et 3,95 (*Hyla*), soit une variabilité moyenne de l'ordre de 5 %.

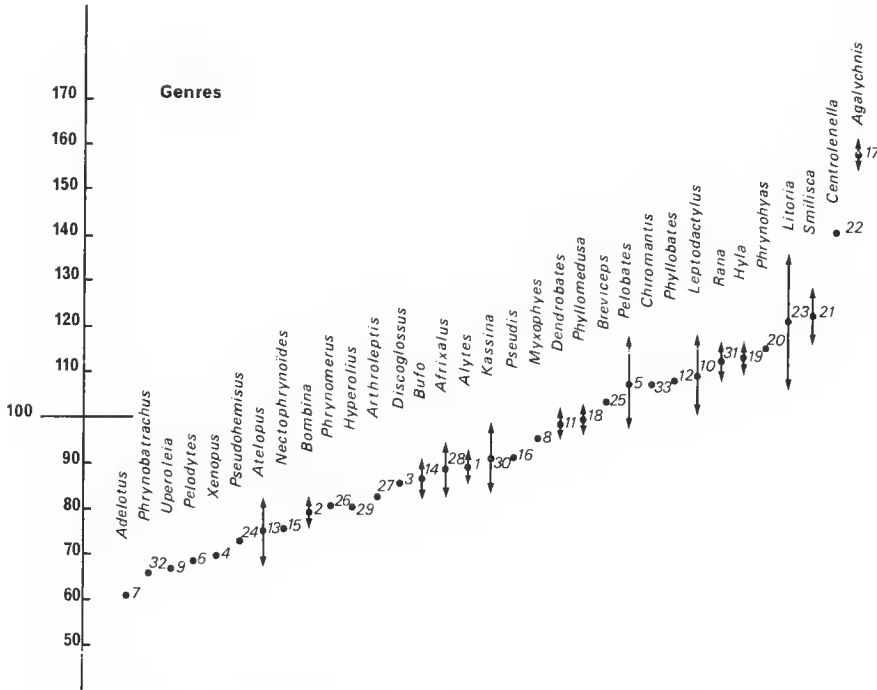


FIG. 5. — Représentation ordonnée des indices d'encéphalisation moyens, avec leur écart-type, de 33 genres d'Anoures.

Nous avons comparé cette variabilité intragénérique (mais établie à partir des indices moyens de chaque espèce) à la variabilité intraspécifique, en recourant pour cela aux quatorze espèces dont nous avons le plus d'exemplaires. Les résultats sont les suivants :

<i>Arthroleptis nimbaensis</i>	83,2 ± 8,05	9,68 %
<i>Bufo bufo</i>	86,6 ± 5,84	6,74 %
<i>B. marinus</i>	86,6 ± 5,83	6,73 %
<i>B. regularis</i> Afrique	88,9 ± 8,50	9,56 %
<i>B. regularis</i> Réunion	90,0 ± 6,30	7,00 %
<i>B. viridis</i>	96,1 ± 7,99	8,31 %
<i>Discoglossus pictus</i>	86,6 ± 7,08	8,18 %
<i>Hyla arborea arborea</i>	110,0 ± 6,69	6,08 %
<i>H. a. savignyi</i>	112,6 ± 7,35	6,53 %
<i>Nectophrynoïdes occidentalis</i>	75,5 ± 7,07	9,36 %
<i>Pelobates syriacus</i>	114,5 ± 4,41	3,85 %
<i>Phrynobatrachus calcaratus</i>	66,6 ± 3,00	4,50 %

<i>Rana esculenta</i>	114,4 ± 8,29	7,25 %
<i>R. ridibunda</i>	117,0 ± 10,77	9,21 %

Pour ces quatorze espèces, la variabilité intraspécifique moyenne est $7,4 \pm 1,8$ %, donc supérieure à celle que nous avons notée entre espèces du même genre. On ne peut donc pas argumenter sur l'encéphalisation entre espèces du même genre, et on ne pourra tenir compte que de différences d'indices de l'ordre de 10 %.

Encéphalisation et écologie

Une recherche attentive des modes de vie des diverses espèces que nous étudions nous a permis de les classer (bien qu'avec quelque difficulté parfois) en quatre catégories, portant sur le type écologique (ainsi que sur le mode de locomotion). Nous n'avons pas pu mettre en évidence de différences précises sur le mode d'alimentation, tous les Anoures étant, à l'état adulte, carnivores et prédateurs, et les différences dans le mode de reproduction ne nous fournissent pas de critère solide (AMIET, 1972, 1973 ; ANGEL 1946, 1950 ; ARNOLD et BURTON, 1978 ; BARKER et GRIGG, 1977 ; BOULENGER, 1910 ; COCHRAN, 1965 ; COCHRAN et GOIN, 1970 ; DUELLMAN, 1970, 1978 ; GOIN, GOIN et ZUG, 1978 ; LAMOTTE et LESCURE, 1977 ; LAURENT, 1980 et MS sous presse ; LESCURE, 1973 ; MERTENS, 1959 ; MOORE, 1961 ; PASSMORE et CARRUTHERS, 1979 ; PERRET, 1966 ; RAZARIELISOA, 1979 ; SAVAGE, 1972 ; SILVERSTONE, 1973, 1976 ; STEBBINS, 1962). Ces catégories écologiques sont les suivantes : aquatique, terrestre, fouisseur et arboricole. Nous donnons ci-dessous, repérés par leur numéro de genre dans le tableau I, les principaux genres en fonction de ces catégories :

Aquatiques :	2 3 4 10 16 31 (sp. 64, 65, 67 et 69) 32
Terrestres :	6 7 8 9 11 12 13 14 15 24 27 28 29 30 31 (sp. 66, 68 et 70)
Fouisseurs :	1 5 25 26
Arboricoles :	17 18 19 20 21 22 23 33

Les indices moyens de ces quatre catégories sont les suivants : aquatiques (7 genres) : $88,6 \pm 19,2$; terrestres (15 genres) : $84,3 \pm 14,6$; fouisseurs (4 genres) : $95,6 \pm 12,6$; arboricoles (8 genres) : $122,9 \pm 18,9$.

En fait, l'examen de la figure 7 montre que les espèces aquatiques forment deux groupes distincts et qu'il faut isoler les genres *Rana* et *Leptodactylus*. On obtient ainsi un premier groupe aquatique, avec cinq genres et un indice moyen de $78,7 \pm 10,8$, et un second groupe avec deux genres et un indice moyen de $113,5 \pm 5,0$. Étant donné la variabilité intraspécifique que nous avons calculée ci-dessus, nous en concluons que les aquatiques du premier groupe et les terrestres ne peuvent guère être distingués, alors que les fouisseurs montrent un net progrès d'encéphalisation par rapport à ces deux groupes, et que deux autres étapes peuvent être dégagées : l'une correspondant à des espèces qui seraient redevenues aquatiques, l'autre formée de tous les Anoures arboricoles.

Le mode de vie et ses incidences sur la locomotion semblent donc bien fournir une des clés de la variabilité générique de l'encéphalisation chez les Anoures. Deux autres critères jouent certainement aussi un rôle mais plus modeste et en partie masqué par l'adaptation écologique : il s'agit d'une part du niveau phylogénétique des diverses familles, dont nous avons parlé plus haut, d'autre part de certaines particularités de la reproduction.

Ainsi des Phyllobatidae, dont les géniteurs gardent le nid, ou les genres *Agalychnis* et *Centrolenella*, qui pondent leurs œufs dans des nids suspendus, semblent plus encéphalisés que ceux qui partagent le même mode de vie général, mais avec un type de reproduction plus classique.

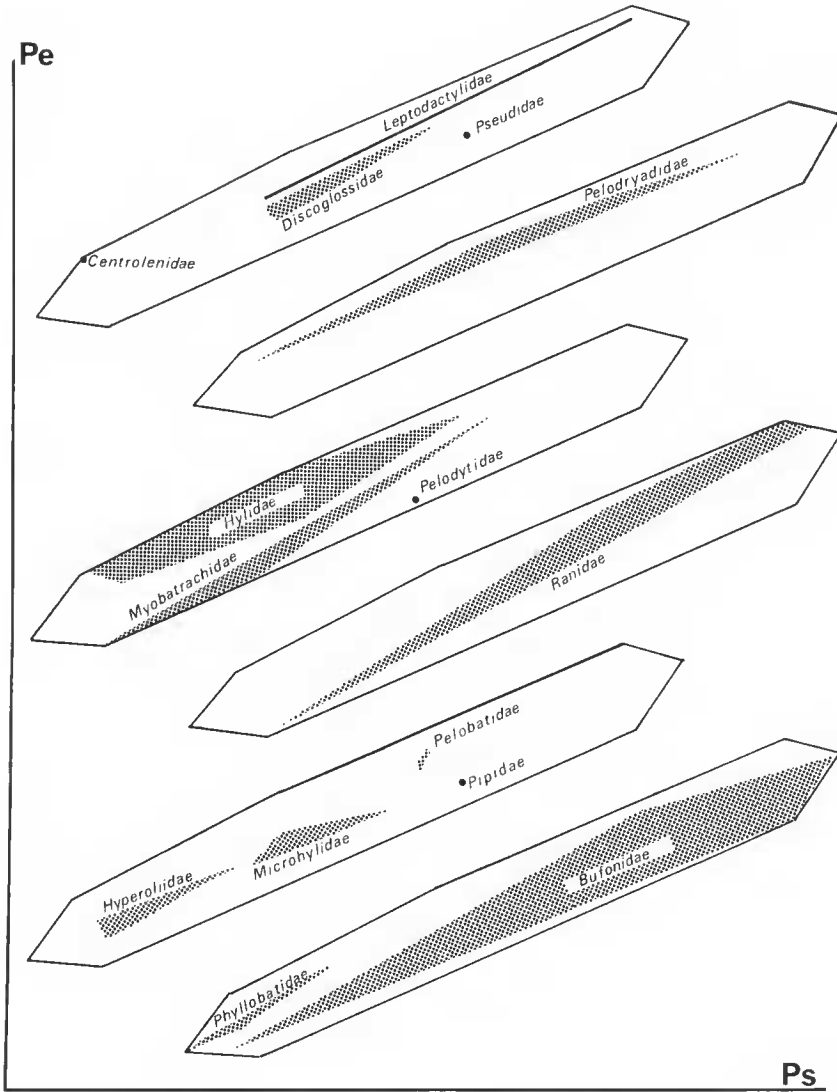


FIG. 6. — Représentation, en doubles coordonnées logarithmiques, de la dispersion, pour la relation encéphalo-somatique, des familles d'Anoures à l'intérieur du polygone de dispersion générale de l'ensemble des Anoures.

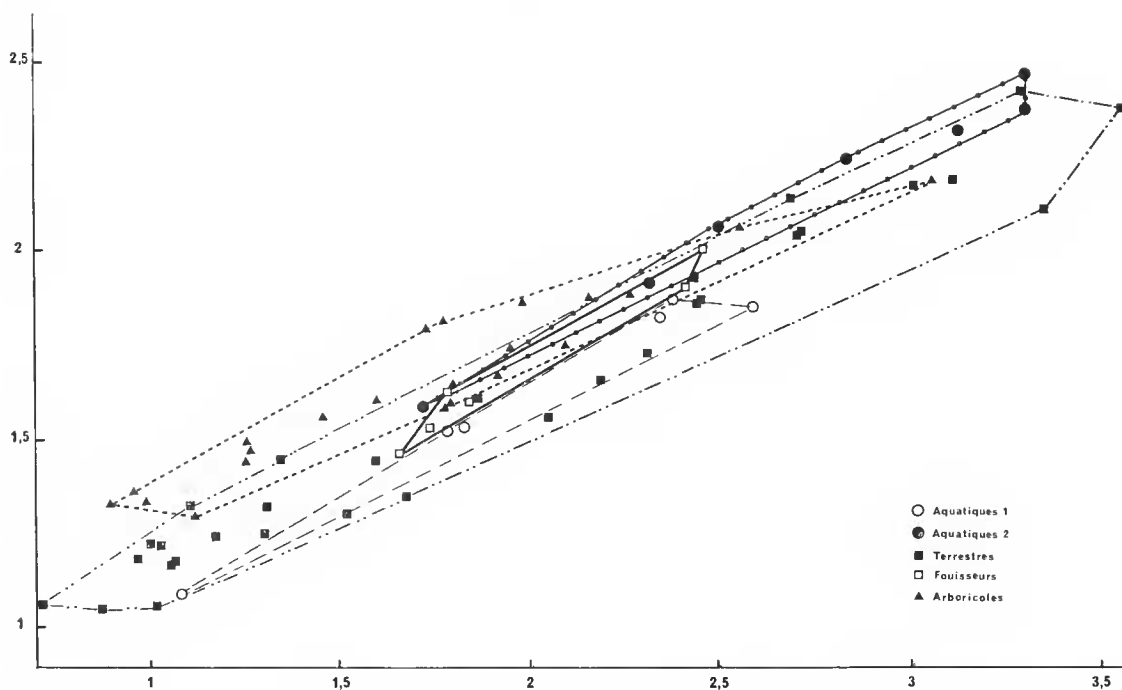


FIG. 7. — Représentation, en doubles coordonnées logarithmiques, des polygones de dispersion encéphalomatique en fonction des tendances écologiques (aquatique, terrestre, fouisseur, arboricole) des 72 espèces d'Anoures étudiées.

DISCUSSION

Par rapport à d'autres groupes de Vertébrés, les Anoures offrent bien des difficultés dans l'étude des corrélations liant les indices d'encéphalisation des espèces à leur écologie ou à leur mode de vie. Ces difficultés proviennent d'abord du fait que la plupart des Anoures sont des animaux des zones tropicales ou tempérées chaudes, et qu'il a été difficile de trouver des représentants de tous les genres et des représentants en nombre suffisant pour en extraire des valeurs moyennes sûres. Ensuite, on a pu constater que les Anoures sont peu variés dans leurs modes de vie : leur fragilité vis-à-vis des échanges d'eau les rend tous crépusculaires ou nocturnes sinon aquatiques ; ils sont de plus tous prédateurs de petites proies, si bien que les seules variations que nous ayons pu mettre en évidence ne concernent que le mode de locomotion, fixé par l'écologie, et éventuellement le mode de reproduction, pour lequel les résultats ne sont d'ailleurs pas vraiment significatifs.

Le seul facteur qui semble réellement corrélé avec les variations des indices d'encéphalisation, variations d'ailleurs assez faibles chez les Anoures par suite de leur relative homogénéité, reste celui de la locomotion, et nous avons réparti les genres ou les espèces étudiés en animaux aquatiques (deux lots), terrestres, fouisseurs et arboricoles. Les Anoures aqua-

tiques des familles réputées primitives sont peu encéphalisés ; terrestres et fousseurs forment l'essentiel du polygone de répartition des Anoures (avec un léger avantage pour les fousseurs, mais peu significatif vu l'importance de la variation intraspécifique) ; les indices les plus élevés sont atteints soit par les espèces les plus aquatiques des Ranidae et des Leptodactylidae, soit surtout par les espèces arboricoles. Comment expliquer cette encéphalisation plus importante chez les arboricoles ? Par une plus grande importance des centres vestibulaires et cérébelleux, due à une locomotion dans un monde tridimensionnel (notons la convergence avec les espèces aquatiques qui ont des problèmes analogues), mais aussi et surtout des centres visuels qui sont plus élaborés, soit pour une vision plus précise et peut-être stéréoscopique, soit pour stabiliser le champ visuel dans le cas des espèces de petite taille posées sur des feuilles remuant au gré des vents. On sait en effet que la détection des images mobiles (petites proies) nécessite la stabilité du fond visuel et apparemment seules les espèces arboricoles de petite taille sont confrontées à ces problèmes de stabilisation rétinienne dans leur mode d'alimentation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMIET, J.-L., 1972. — Notes faunistiques, éthologiques et écologiques sur quelques Amphibiens Anoures du Cameroun. *Annls Fac. Sci. Cameroun*, **9** : 127-153.
- 1973. — Notes faunistiques, éthologiques et écologiques sur quelques Amphibiens Anoures du Cameroun (2^e série). *Annls Fac. Sci. Cameroun*, **13** : 135-161.
- ANGEL, F., 1946. — Faune de France n° 45, Reptiles et Amphibiens. Lechevalier, Paris, 204 p.
- 1950. — *Arthroleptis cruscolum* et *A. nimbaense*, Batraciens nouveaux de Guinée française (Matériaux de la mission Lamotte aux Monts Nimba). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e série, **22** (5) : 559-562.
- ARNOLD, E. N., et J. A. BURTON, 1978. — Tous les Reptiles et Amphibiens d'Europe en couleurs. Elsevier Séquoia, Paris et Bruxelles, 271 p. + 40 pl. h. t.
- BARKER, J., et G. GRIGG, 1977. — A field guide to Australian frogs. Rigby, Melbourne, 229 p.
- BAUCHOT, R., J.-M. RIDET et M.-L. BAUCHOT, 1979. — Encéphalisation et niveau évolutif chez les Vertébrés aquatiques. *Vie Milieu*, (1978), sér. AB, **28-29** (2) : 253-265.
- BAUCHOT, R., et H. STEPHAN, 1969. — Encéphalisation et niveau évolutif chez les Simiens. *Mammalia*, **33** (2) : 225-275.
- BOULENGER, G. A., 1910. — Les Batraciens et principalement ceux d'Europe. Doin, Paris, 305 p.
- BRANDT, A., 1867. — Sur le rapport du poids du cerveau à celui du corps chez différents animaux. *Bull. Soc. Impér. Natur.*, Moscou, **4** : 525-543.
- COCHRAN, D. M., 1965. — Les Amphibiens vivants du monde. Hachette, Paris, 211 p.
- COCHRAN, D. M., et C. J. GOIN, 1970. — The new field book of Reptiles and Amphibians. Putnam's Sons, New York, xxii + 359 p.
- DIAGNE, M., M. THIREAU et R. BAUCHOT, 1981. — L'allométrie de croissance encéphalique chez les Amphibiens Anoures. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **3**, sect. A, (1) : 269-275.
- DUELLMAN, W. E., 1970. — The Hylid frogs of middle America. *Monograph. Am. Mus. nat. Hist.*, Univ. Kansas, 1, vol. 1 et 2 : xi + 753 p. + 72 pl. h. t.
- 1978. — The biology of an equatorial herpetofauna in amazonian Ecuador. *Univ. Kans. Pubs. Mus. nat. Hist.*, Lawrence, Miscellaneous publication, n° 65 : 352 p.

- GOIN, C. J., O. B. GOIN et G. R. ZUG, 1978. — Introduction to Herpetology. Freeman and Co., San Francisco, XIV + 378 p.
- LAMOTTE, M., et J. LESCURE, 1977. — Tendances adaptatives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les Amphibiens Anoures. *Terre Vie*, **31** : 225-311.
- LAURENT, R. F., 1980. — Esquisse d'une phylogenèse des Anoures. *Bull. Soc. zool. Fr.*, (1979), **104** : 397-422.
- sous presse. — Systématique et répartition géographique des Amphibiens Anoures. In : P.-P. GRASSÉ éd., *Traité de Zoologie*, XIV, fasc. A., Paris, Masson.
- LESCURE, J., 1973. — Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française. I. Notes sur *Atelopus flavescens* Duméril et Bibron et description d'une nouvelle espèce. *Vie Milieu*, sér. C, **23** (1) : 125-141.
- MERTENS, R., 1959. — La vie des Amphibiens et Reptiles. Horizons de France, Paris, 207 p. + 16 pl. h. t.
- MOORE, J. A., 1961. — The frogs of eastern New South Wales. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **121** (3) : 149-386.
- PASSMORE, N. I., et V. C. CARRUTHERS, 1979. — South african frogs. Witwatersrand Univ. Press, Johannesburg, xviii + 270 p.
- PERRET, J.-L., 1966. — Les Amphibiens du Cameroun. *Zool. Jb., Syst.*, **8** : 289-464.
- RAZARIHELISOA, M., 1979. — Contribution à l'étude biologique de quelques Batraciens de Madagascar. Thèse Doct. État, Univ. Paris-VII, 195 p. + 8 pl. h. t. + 8 p. annexes.
- RIDET, J.-M., R. BAUCHOT, M. DIAGNE et R. PLATEL, 1977. — Croissance ontogénétique et phylogénétique de l'encéphale des Téléostéens. *Cah. Biol. mar.*, Roseoff, **18** (2) : 163-176.
- SAVAGE, J. M., 1972. — The harlequin frogs, genus *Atelopus*, of Costa Rica and Western Panama. *Herpetologica*, **28** (2) : 77-94.
- SILVERSTONE, P. A., 1973. — Observations on the behavior and ecology of a colombian poison-arrow frog, the kokoé-pa (*Dendrobates histrionicus* Berthold). *Herpetologica*, **29** (4) : 295-301.
- 1976. — A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phylllobates* Bibron in Sagra (Family Dendrobatidae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Cty Sci. Bull.* : 53 p.
- STEBBINS, R. C., 1962. — Amphibians of Western North America. Univ. of Calif. Press, Berkeley and Los Angeles, xv + 539 p.